Bonn. zool. Beitr.	Jg. 37	H. 4	S. 281—293	Bonn, Dez. 1986

Morphologie und Systematik von *Coluber algirus* und *C. hippocrepis* (Reptilia: Colubridae)

von

Beat Schätti

Einleitung

Die verwandtschaftlichen Beziehungen von *Coluber algirus* (Jan), *C. hippocrepis* Linnaeus und *C. florulentus* Geoffroy Saint-Hilaire bildeten wiederholt Gegenstand von Untersuchungen (Pasteur & Bons 1960, Kramer & Schnurrenberger 1959 u. a.). Grundlegende Unterschiede zeichnen vor allem die Arbeiten von Bons (1962) und Kramer & Schnurrenberger (1963) aus. Umstritten sind der Status von *C. algirus intermedius* Werner und der systematische Umfang von *C. hippocrepis* (vgl. Pozuelo 1974). Bruno & Hotz (1976) betrachten die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Taxa für nicht geklärt.

Die algerische Zornnatter (*C. algirus*) und die Hufeisennatter (*C. hippocrepis*) bieten einen idealen Testfall für die Qualität systematischer Konzepte auf dem Artniveau. Diese Arten stehen auch im Brennpunkt der Problematik supraspezifischer Kategorien innerhalb der paläarktischen Zornnattern (*Coluber* s.l.). Bons (1962) gruppiert *C. algirus*, *C. florulentus* und *C. hippocrepis* zu einer Superspezies. Welch (1983) dagegen stellt *C. hippocrepis* in eine monotypische Gattung (*Hemorrhois* Boie).

Material und Methode

Die Bauchschilder wurden nach der Methode von Dowling (1951) ermittelt. Dadurch resultieren gegenüber der alternativen Zählmethode in der Literatur („breiter als lang") etwas tiefere Werte (1—3 Ventralia). Als Prae- resp. Postocularia werden in dieser Arbeit nur jene unmittelbar vor resp. hinter dem Auge liegenden Schuppen bezeichnet, deren unterer Rand über jenem des Auges liegt. Subocularschilder berühren das Auge ebenfalls; sie liegen den Supralabialia auf und haben ihren tiefsten Punkt unter dem Augenrand. Als Ziliarring wird im Text eine Anordnung von Subocularschildern verstanden, welche das Auge vollständig von den Oberlippenschildern trennt. Die zusätzlich im Kontaktbereich von Loreale, Preoculare und Supralabialia sowie die zwischen hinteren Subocularia und vorderen Temporalschildern auftretenden Derivate (vgl. Abb. 3) werden als „interstitielle Schuppen" bezeichnet. In Klammern aufgeführte Zahlen (bspw. Supralabialia oder Dorsalia) betreffen Ausnahmewerte. Das Verhältnis von Schwanz- zu Rumpflänge wird nur für adulte Tiere angegeben. Der systematische Umfang der paläarktischen Zornnattern (*Coluber* s. l.) entspricht der Bewertung durch Schätti & Wilson (1986).

Für diese Untersuchung stand Material aus folgenden Museen zur Verfügung: American Museum of Natural History, New York (AMNH), British Museum (Natural History),

London (BM), Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge (MCZ), Muséum d'Histoire Naturelle, Genève (MHNG), Naturhistorisches Museum, Basel (NHMB), Senckenberg Museum, Frankfurt/M. (SMF), United States National Museum (Smithsonian Inst.), Washington (USNM), Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK), Zoologisches Museum der Universität Hamburg (ZMH), Zoologisches Museum der Universität Zürich (ZMZ), Zoologische Staatssammlung, München (ZSM). Die Exemplare aus der privaten Sammlung des Verfassers (SS) werden zu einem späteren Zeitpunkt in die Sammlung des Muséum d'Histoire Naturelle (Genève) einverleibt.

Systematischer Teil

Coluber hippocrepis Linnaeus, 1758

Coluber hippocrepis Linnaeus, 1758, Syst. Nat., Ed. 10 (1), p. 226: „America".
Coluber domesticus Linnaeus, 1766, Syst. Nat., Ed. 12 (1), p. 389: „In Barbariae domibus".
Natrix bahiensis Wagler, 1824, in Spix, Spec. nov. Serp. brasil., p. 27, Taf. 10, Fig. 2: „Prov. Bahia".
Hemorrhois hippocrepis, Boie, 1826, Isis v. Oken 19 (10), p. 982.
Periops hippocrepis, Wagler, 1830, Descr. Icon. Amph., pl. XXXI.
Zamenis hippocrepis, Günther, 1858, Cat. Sn. Brit. Mus., p. 103.
Tyria hippocrepis, Cope, 1862, Proc. Acad. Philad. X, p. 338.
Coluber h. hippocrepis, Bons, 1962, Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc 42, p. 75.

Untersuchtes Material. ALGERIEN: 20 km W Bejaia (= Bougie): SS 18 (Häutung); „Algerien": ZMZ 125453. MAROKKO: Berkane: NHMB 17549, BM 1970.275 (Col de Zegsel); Goulimime (Oued Noun): BM 1970.276; Ifrane (Mittlerer Atlas): SS 1; Lalla-Keridjia (Djurjure): MHNG 847.68; Larache: SS 16; Marrakech: SS 15; Mazagan: ZMH 02502; Midelt-Azrou (Oued Ansegmer): BM 1978.1276; Mogador (= Essaouria): MHNG 993.8; Moulay-Kacem (Souk-el-Arba du Rharb): SS 6; Oued Sous (Agadir-Taroudant): SS 2—5, SS 10—14; Taroudant: MHNG 1358.9, 1510.55. TUNESIEN: Binzert (Ichkeul): SS 17; Mateur: MHNG 1357.99; Tunis: ZMZ 122020.

Morphologie. Ventralia 215—233 (♂♂) und 224—241 (♀♀), Subcaudalia 88—106 resp. 89—100, Anale normalerweise geteilt. 9 (10) Oberlippenschilder, die durch drei Subocularschuppen vom Auge getrennt sind. Das längste Exemplar (SS 3) mißt knapp 1,5 m (♂, Schwanzspitze fehlend). Das Verhältnis von Schwanz- zu Rumpflänge beträgt 0.26—0.32. Dorsalia in 27 (25) bis 29 Reihen um die Körpermitte und 17 oder 19 vor dem Anale. Zunahme der Dorsalia auf dem Vorderrumpf durch 1—2 paravertebrale Teilungen, Abnahme auf der hinteren Körperhälfte durch drei oder vier paravertebrale und eine tiefe Reduktion. Die vorderen Maxillarzähnen (13 bis 16) sind von den beiden vergrößerten postdiastemalen Zähnen in der Regel durch einen deutlichen Zwischenraum getrennt.

Verbreitung*): N und W Marokko, Mittlerer Atlas, im Süden bis zum Oued Dra. Küste, Tell Atlas und Hochebene in Algerien, N Tunesien (vgl. Abb. 1).

---

*) Zur Verbreitung von *C. hippocrepis* auf der Iberischen Halbinsel vgl. Pozuelo (1974) und Salvador (1984). In Europa lebt diese Art ferner auf Sardinien und Pantelleria. Bei den angeblichen Vorkommen auf Sizilien und Malta handelt es sich um Verwechslungen mit *Elaphe situla* (L.).

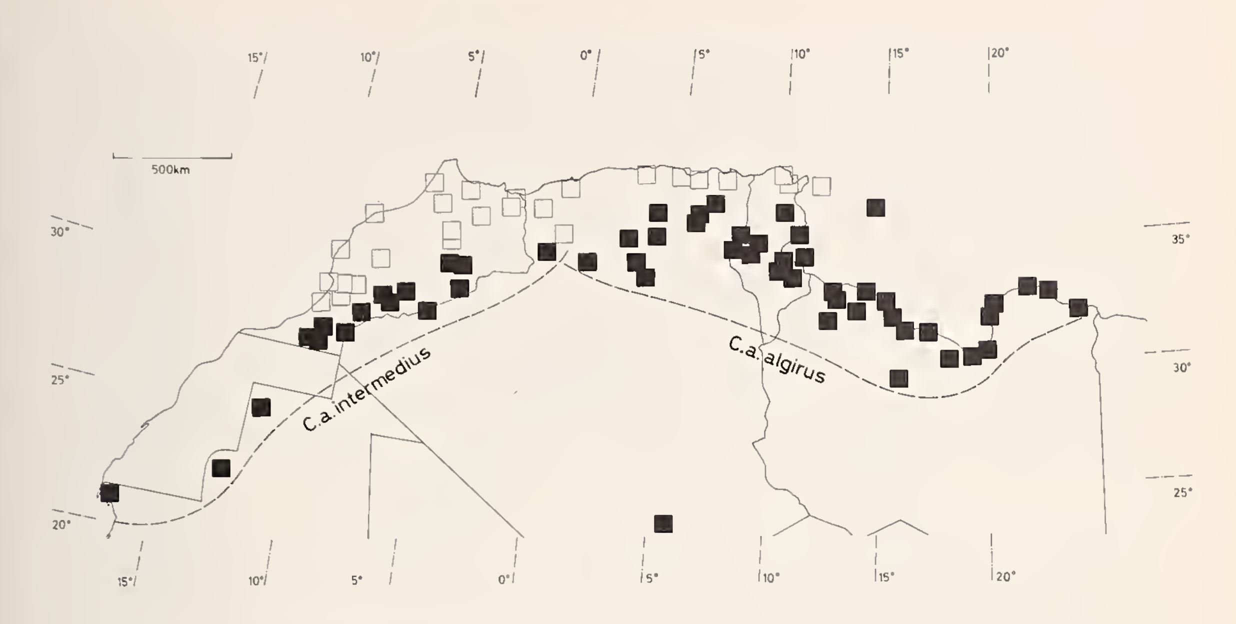


Abb. 1: Verbreitung von *C. algirus* (■) und *C. hippocrepis* (□). Neben dem untersuchten Material sind verifizierte Fundorte aus Bons (1962) und Kramer & Schnurrenberger (1963) berücksichtigt (vgl. auch Text).

Coluber algirus algirus (Jan, 1863)

Periops algira Jan, 1863, Elenco sist. Ofid., p. 60: Sfax (Tunesien).
Zamenis ventromaculatus florulentus, Peters, 1881, Monatsb. k. Akad. Wiss. Berlin 1880, p. 308.
Zamenis algirus, Boulenger, 1891, Trans. zool. Soc. XIII, p. 147.
Coluber a. algirus, Villiers, 1950, Bull. I.F.A.N. 12 (4), p. 988.
Coluber florulentus algirus (part.), Kramer & Schnurrenberger, 1959, Mitt. naturf. Ges. Bern (N.F.) 17, p. 2.
Coluber a. algirus (part.), Bons, 1962, Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc 42, p. 81.

Alternativen zum typischen Fundort („Sphax d'Algeria") diskutieren Kramer & Schnurrenberger (1963).

Untersuchtes Material. ALGERIEN: Batna-Biskra: BM 94.9.15.5—7; Biskra: BM 1920.1.20.461, SMF 18245—50, SMF 43802, ZFMK 23155, ZSM 1644/0; Ghardaia: NHMB 17500. LIBYEN: Beni Ulid: MHNG 1357.37; Derna (= Darnah): SMF 34573; El Ageila: SMF 56496; Garian: MHNG 1357.38, 1357.40—41; Mizda: BM 1958.1.2.35; „Tripolitania": BM 1955.1.8.97. MALTA: SMF 59655. TUNESIEN: Djerba: SMF 22784—85; Gabès: MHNG 1357.49—50; Tozeur: MCZ 25883, MHNG 1357.51, SS 3—4, 6—8, ZFMK 29051; „Tunesien": SS 1, ZSM 239/1913, ZSM 61/1974.

Morphologie. Ventralia und Subcaudalia vgl. Abb. 2; Anale einfach oder geteilt. 9—10 Supralabialia, von denen eines (5. oder 6.) mit dem Auge in Kontakt ist; vorderes und hinteres (größeres) Subocularschild ausgebildet (Abb. 3). Maximalgröße 114,5 (88 + 26,5) cm (♂, MHNG 1357.41). Schwanz-/Rumpfverhältnis 0.28—0.32. Dorsalia in 23 bis 25 Reihen auf der vorderen Körperhälfte,

25 in der Mitte und 17 (15) vor Anale. Erhöhung (von 23 auf 25) durch paravertebrale Teilung, Abnahme der Dorsalia auf hinterer Körperhälfte durch drei paravertebrale und eine ventrolaterale Reduktion. Die Bezahnung unterscheidet sich nicht von *C. hippocrepis* (13—16 + 2; deutliches Diastema). Die Zahl der Maxillarzähne nimmt nach Osten hin zu; sie beträgt für Libyen (8 Exemplare) 14—16 (Durchschnitt 15.4), Tunesien (11) 13—15 (13.9) und Algerien (14) 14—15 (14.3).

Verbreitung. N Algerien (Aurès Gebirge, Sahara Atlas mit Ausnahme der Gebiete entlang der marokkanischen Grenze), im Süden bis Ghardaia. Tunesien (nordwärts bis El Kairouan), Insel Djerba, Malta und libysche Küstenregion bis zur ägyptischen Grenze (vgl. Abb. 1). Das Vorkommen im Hoggar (de Witte 1930) liegt weit abseits und bedarf der Bestätigung. Auf Grund von Gewährsleuten meldet Boulenger (1891) diese Art für Kerkenna (Sfax).

Coluber algirus intermedius Werner, 1929

Coluber algirus intermedius Werner, 1929, Sitzb. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. (1), 138 (1/2), p. 6, Fig. 6: Ain Sefra.
Coluber florulentus algirus (part.), Kramer & Schnurrenberger, 1959, Mitt. naturf. Ges. Bern (N.F.) 17, p. 2.
Coluber florulentus intermedius, Pasteur & Bons, 1960, Cat. Rept. Maroc, p. 81.
Coluber hippocrepis intermedius, Bons, 1962, Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc 42, p. 76.
Coluber algirus villiersi Bons, 1962, Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc 42, p. 81: Bir Mogrein.

Untersuchtes Material. ALGERIEN: Ain Sefra: MCZ 27496 (Typus); „Oran": ZSM 1643/0. MAROKKO: Goulmima: MHNG 1357.42; Ouarzazate: SS 9 (Häutung), USNM 196459; Taouz: AMNH 84185, MCZ 61184; Tazenakht: ZFMK 26244; Tiliouine: SS 5. MAURETANIEN: Fort-Trinquet (= Bir Mogrein): MHNG 1357.46.

Morphologie. Ventralia und Subcaudalia vgl. Abb. 2. Anale, Kopfbeschuppung, Schuppenreduktion und Bezahnungsmuster identisch mit Nominatform. Maximallänge knapp 110 cm (Typus, ♂, Schwanzspitze fehlend). Schwanz-/Rumpfverhältnis 0.29—0.35. Zwischen 20. und 40. Ventrale in der Regel nur 21 Dorsalia; 23 (25) Schuppenreihen um Körpermitte, stets 15 vor Anale. 12—14 (13.4) Maxillarzähne vor dem Diastema.

Verbreitung. W Algerien (Monts des Ksour), Tafilalt, Jebel Bani, Antiatlas, Oued Dra und Mauretanien. Aus der Hamada du Dra (Algerien) und der Westsahara fehlt Belegmaterial.

Merkmale und Status von *C. algirus* und *C. hippocrepis*

Beschuppung und Zeichnung zeigen erhebliche intraspezifische Variation. Sie sind zur Trennung von *C. algirus* und *C. hippocrepis* nur bedingt geeignet. Eine Unterscheidung dieser beiden Arten auf Grund der Ventralia, Subcaudalia oder Supralabialia (Extremwerte für beide Arten 8—11) ist nicht möglich. Die Literaturwerte für die Bauch- und Schwanzschilder liegen im Bereich des untersuchten Materials. Tiefere Werte für *a. algirus* melden Anderson (1892) und Calabresi (1923) mit 87 Subcaudalia resp. 209 Ventralia. Bons (1962) gibt höhere

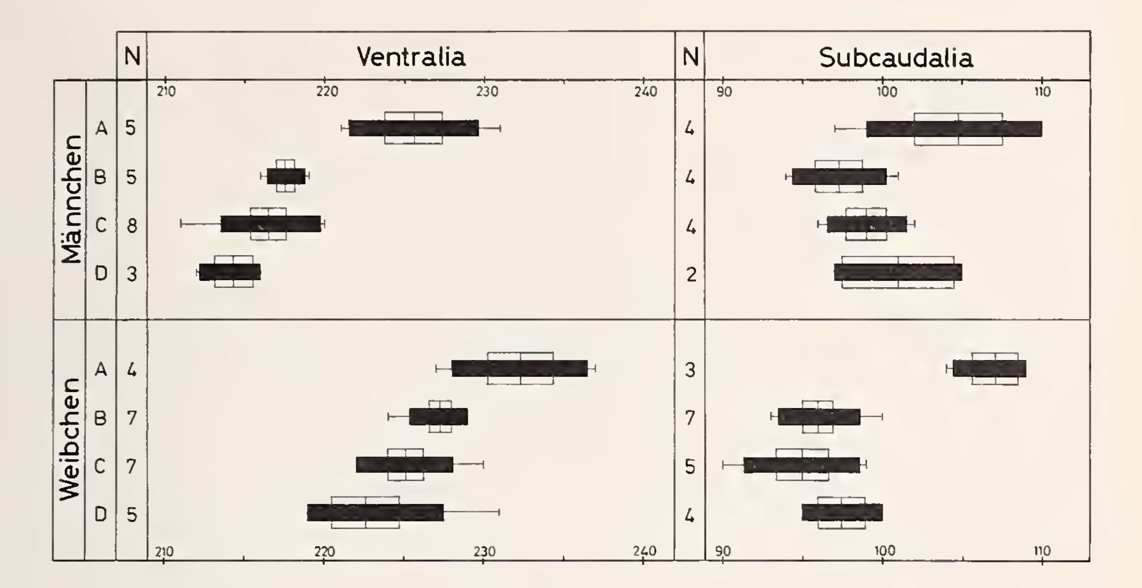


Abb. 2: Ventralia und Subcaudalia bei *C. algirus*: westalgerische Sahara, Marokko und Mauretanien (A: *C. a. intermedius*); Ostalgerien (B), Tunesien (C), Libyen (D) (alle *C. a. algirus*). Anzahl Exemplare (N), Standardabweichung (schwarzer Balken), Standardfehler (Rechteck) und Mittelwert (vertikaler Strich).

Ventral- (239) und Subcaudalwerte (112) für *a. intermedius*. Das Analschild ist bei drei Hufeisennattern (BM 1970.276, MHNG 993.8 und MHNG 1510.55) und fünf algerischen Zornnattern (vier aus Libyen) ungeteilt. Auch die Bezahnung vermag die beiden Arten nicht zu trennen. Die Zahl der Maxillarzähne vor dem Diastema variiert bei *algirus* in Abhängigkeit von der Herkunft. Bei der Hufeisennatter findet sich keine geographische Variation. Exemplare aus Marokko haben vor dem Diastema 13 bis 16 Zähne; dies entspricht der für die Art insgesamt beobachteten Streuung (Kramer & Schnurrenberger 1963 melden 12 bis 14 für Tunesien).

Werner (1929) zählt sämtliche Schuppen am vorderen Augenrand zu den Preocularia, Bons (1962) bezeichnet die Schüppchen im hinteren Schnauzenbereich als Lorealia. Die Bildung der interstitiellen Schuppen (durch Abspaltung von den Supralabialia) unterscheidet sich nicht von jener der Subocularia. Das Loreale ist daran nicht beteiligt und im gesamten untersuchten Material konstant (1). Die Mehrzahl der untersuchten *algirus* (inkl. *intermedius*) weist vor dem ersten Subocularschild eine oder mehrere interstitielle Schuppen auf. Zusätzliche Schuppen im Lorealbereich und bis zu vier vordere Temporalschilder sind häufig bei *hippocrepis*.

Bereits Anderson (1892) weist auf die mangelnde Konstanz vieler Beschuppungsmerkmale bei *algirus* hin. Boulenger (1919) unterscheidet die beiden Arten auf Grund der hier gewählten Merkmale (Zahl der Schuppenreihen, Augenkontakt der Supralabialia). Die Dorsalia nehmen bei *hippocrepis* und *algirus* hinter dem Hals (zwischen Ventralia 20 und 50) zu. Von drei Ausnahmen abgesehen

(BM 1970.276, SS 1, SS 10), hat *hippocrepis* in der Körpermitte mindestens 27 Dorsalia. Zehn der 11 Tiere aus dem unteren Oued Sous (MHNG 1358.9 und 1510.55, SS 2—5 und 11—14) haben auf der vorderen Körperhälfte 27 oder mehr Dorsalia. Die Hufeisennatter aus Ifrane (SS 1) hat die erste Reduktion (von 25 auf 23) unmittelbar nach der Körpermitte und besitzt als einzige nur 15 Schuppenreihen vor dem Anale. Bei fünf *a. algirus* aus Biskra und Tozeur fehlt die Zunahme der Dorsalia zwischen Hals (20. Ventrale) und der Körpermitte. Es finden sich maximal 25 Schuppenreihen (SMF 22785 und ZFMK 23155 mit 27 in kurzem Bereich auf der vorderen Körperhälfte). Zwei Exemplare aus Libyen mit 23 Dorsalia (MHNG 1357.40—41) und ein ♂ aus Gabès (MHNG 1357.49) haben vor dem Anale statt der für die Nominatrasse üblichen 17 nur 15 Dorsalia. Bis auf zwei Ausnahmen (SS 13, ZMZ 122020) ist das Auge bei *hippocrepis* durch einen vollständigen Ziliarring von den Oberlippenschildern getrennt. Andererseits weisen fünf von 96 untersuchten *algirus* (inkl. *intermedius*, beide Seiten einzeln gezählt) einen vollständigen Ziliarring auf (Abb. 3, G-I, beidseitig in SMF 18249 und 18250).

Evolution führt zu Populationen mit unterschiedlichem Genpool. Dieser Prozeß optimiert die Anpassung an bestimmte Umweltbedingungen und nicht die Auffälligkeit der resultierenden Unterschiede für den Beobachter. Die sinnvolle Auslese von Unterscheidungskriterien (zwischen Arten oder Rassen) erfordert die Kenntnis und Berücksichtigung der Variabilität dieser Merkmale. Das Festhalten an starren Merkmalen (25 Dorsalia in *a. algirus*, Zeichnung bei *a. intermedius* sensu Bons 1962) gruppiert Phänotypen und keine natürlichen Populationen. Dieses typologische Konzept führt zu einem Durcheinander von angeblich vier Formen in SW Marokko (Bons 1962). Villiers (1950) stellt zwei Zornnattern aus Fort Gourand (= Fdérik) vorbehaltlos („sans aucun doute") zu *intermedius*. Für Bons (1962) stellen Populationen aus Mauretanien eine eigene Rasse (*C. a. villiersi*) dar. Dieses Vorgehen beruht auf der künstlichen Abtrennung von *intermedius* (als Rasse von *hippocrepis*) und der Erkenntnis, daß es sich bei diesen Exemplaren klar um Vertreter von *algirus* handelt. Eine Unterscheidung von *intermedius* und *villiersi* ist nicht möglich.

Die hier vorgenommene Gliederung von *algirus* rehabilitiert das von anderer Seite diskreditierte Konzept von Kramer & Schnurrenberger (1959 und 1963). Die einzige Abweichung liegt in der Beurteilung von *intermedius* (vgl. Pozuelo 1974). Die Kategorie der Subspezies beruht häufig auf subjektiven Kriterien des Beschreibers. Die Unterscheidung zweier Rassen der algerischen Zornnatter (*algirus* und *intermedius*) ist nicht zwingend. Die Zeichnung bietet kein zuverlässiges Merkmal zur Unterscheidung gegenüber der Nominatform. Ihre Vielfalt bei *intermedius* belegen die von Bons (1962, Fig. A: e—i) und Kramer & Schnurrenberger (1963, Taf. 4) abgebildeten Exemplare. Die Terra typica von *intermedius* (Ain Sefra) stellt den östlichsten Fundort für diese Form dar. Die verschiedenen Gradienten (Ventralia, Subcaudalia, Anale, Dorsalia, Bezahnung) zeigen einen unterschiedlichen Verlauf und fallen nicht mit der in Abb. 1 eingezeich-

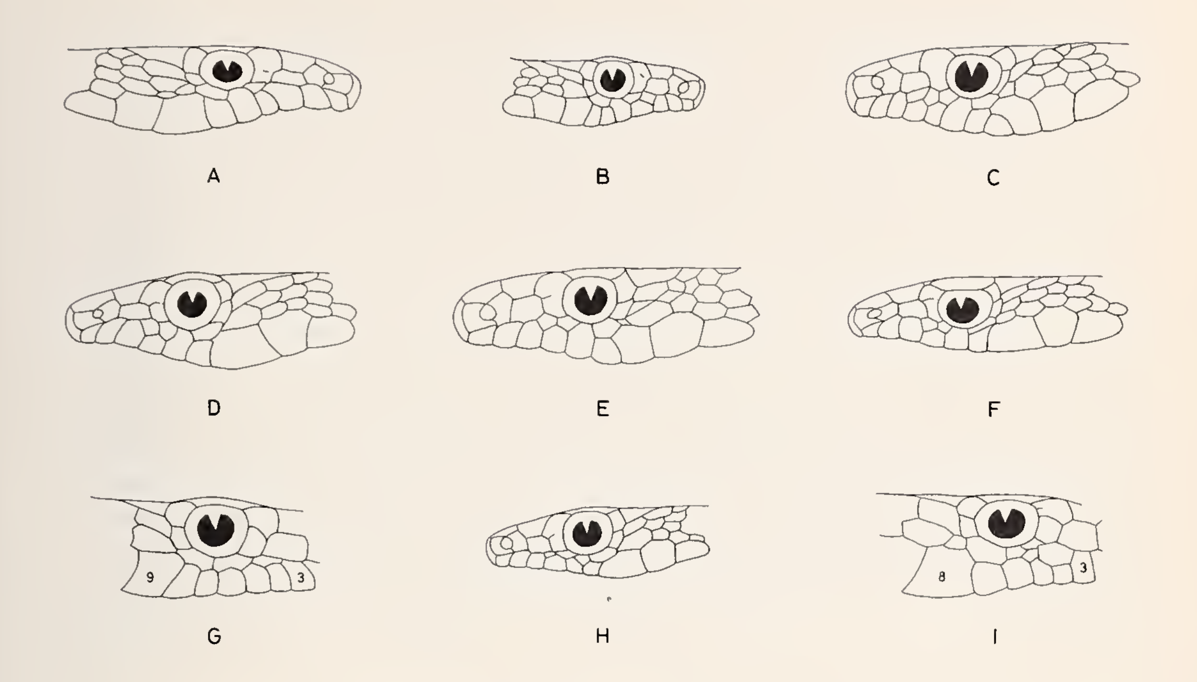


Abb. 3: Laterale Kopfbeschuppung bei *C. algirus*: ZSM 1643/0 (A), SMF 18248 (B), BM 1958.1.2.35 (C), MCZ 61184 (D), SMF 18245 (E), BM 1955.1.8.97 (F), SMF 18249 (G), SMF 18247 (H) und SMF 18250 (I). Bei unvollständiger Darstellung (G, I) sind die Supralabialia numeriert. B, H und I × 1,85, restliche × 1,5.

neten Verbreitungsgrenze der beiden Subspezies zusammen. Eine Kombination dieser Merkmale ermöglicht jedoch im vorliegenden Material eine eindeutige Zuordnung. *C. a. intermedius* zeichnet sich durch höhere Ventralia und Subcaudalia aus. Allerdings verhalten sich die beiden Geschlechter verschieden (Abb. 2), und es fehlt ein Geschlechtsdimorphismus bei den Ventralia. Marokkanische Exemplare besitzen die meisten Bauchschilder (bis 237, SS 5) und über 104 Subcaudalia. Doumergue (1901) erwähnt zwei ♂ aus El Abiodh Sidi Cheikh (ca. 100 km östlich Ain Sefra) mit 214—220 Ventralia und 98—105 Subcaudalia (Anale einfach resp. geteilt). Die Nominatform hat 25 Schuppenreihen in der Körpermitte, *intermedius* in der Regel 23. Ausnahmen hierzu sind allerdings nicht selten (Werner 1894, Pasteur & Bons 1960 u. a.). Ein Exemplar von *intermedius* aus S Marokko (SS 5) hat auf der vorderen Körperhälfte (minimal) 23 Dorsalia und 25 in der Körpermitte. Ebenfalls 25 Dorsalia finden sich bei MHNG 1357.46 aus Mauretanien; im Gegensatz zur Typenserie von *villiersi* besitzt dieses Tier ein geteiltes Analschild. Andererseits sind Exemplare mit einfachem Anale und 23 Dorsalia in Libyen häufig (Kramer & Schnurrenberger 1963 u. a.). Als Maximallängen melden Boulenger (1913) 6 Fuss für *hippocrepis* und Sochurek (1956) 140 cm für ein ♀ von *a. intermedius.*

Die Verbreitungsgebiete von *algirus* und *hippocrepis* sind sauber getrennt (Abb. 1). Die parapatrischen Areale verlaufen entlang der von Bons (1973) definierten Nordgrenze der Sahara. Der südlichste bekannte Fundort von Hufeisennattern in Algerien liegt bei Mécheria (Doumergue 1901). Alle Exemplare aus der Umgebung von Biskra (Bons 1962) sind typische *algirus* (vgl. Werner 1894). Die aus SW Marokko gemeldeten „intermediären Exemplare (Bons 1962) bedürfen einer erneuten Überprüfung. Die höchsten Vorkommen von *algirus* liegen bei 1300 m (Kramer & Schnurrenberger 1963), *hippocrepis* erreicht 2000 m (Oukaimeden, Hoher Atlas).

Bons (1962) siedelt die Verbreitungsgrenze von *algirus* im Osten bei Ben Ghazi an, übersieht dabei aber die Meldungen früherer Autoren (Zavattari 1922, Calabresi 1923). Die östlichsten Vorkommen liegen bei Derna und in der Umgebung von Tobruk (Kramer & Schnurrenberger 1963). Die nächsten Fundorte von *florulentus* liegen in Ägypten. Nur zwei libysche Fundorte von *algirus* (Mizda, Sawknah) sind weiter als 100 km von der Küste entfernt. Die Meldungen von *florulentus* aus weiter westlich liegenden Gebieten (Gervais 1857, Strauch 1862, Reichenow, in: Martens 1883 u. a.) beruhen auf Verwechslungen mit der algerischen Zornnatter.

Morphologische Differenzierung und supraspezifische Konzepte

Die Auftrennung der Altweltvertreter von *Coluber* durch Inger & Clark (1943) wurde von verschiedenen Seiten (z. B. Bogert & Oliver 1945, Černov 1959, Kramer & Schnurrenberger 1959) beanstandet und von europäischen Herpetologen nie akzeptiert. Welch (1982) stellt sämtliche ihm bekannten afrikanischen Vertreter zur Gattung *Hemorrhois* Boie. Ein Jahr später fordert er für *C. hippocrepis* auf Grund des fehlenden Augenkontakts der Oberlippenschilder eine eigene Gattung (*Hemorrhois* Boie). Alle übrigen Formen (inkl. *algirus*) rechnet Welch (1983) zum neuen Sammeltaxon *Eremiophis* Fitzinger. Bons (1962) gruppiert *algirus*, *florulentus* und *hippocrepis* zu einer Superspezies. Er schätzt die morphologische Differenzierung zwischen diesen drei Arten zu gering ein. Schlechte Artkonzepte sind auch der Grund, weshalb neben *algirus* auch *C. smithi* (Boulenger) als Rasse von *florulentus* betrachtet wurde (Loveridge 1957, Pasteur & Bons 1960). Hintere Subocularschilder fehlen bei *florulentus*. Im Zusammenhang mit der subspezifischen Differenzierung von *florulentus* (inkl. *algirus* und *intermedius*) skizzieren Pasteur & Bons (1960) eine Expansionsphase nordafrikanischer Zornnattern auf Grund eines Merkmalsgradienten (Ventralia). Diese Auffassung verträgt sich nicht mit den tatsächlichen Verhältnissen im Maghreb (*algirus*) und ist hinsichtlich *florulentus* zu pauschal.

Grundsätzlich steht weder die Notwendigkeit einer Unterteilung der paläarktischen Zornnattern noch die Berechtigung der Gattung *Hemorrhois* zur Diskussion. Die bedenklichen Diagnosekriterien erfordern jedoch die Zurückweisung der bisherigen Versuche zur Rekonstruktion der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb *Coluber* (s. l.). Mangels überzeugender Alternativen gebrauchen

auch Schätti & Wilson (1986) diesen überstrapazierten Gattungsnamen als nomen operandum für paläarktische Zornnattern. Wichtiger als neue Namen sind Umfang und gegenseitige Abgrenzung der berücksichtigten Gruppen (Gattungen). Nur so kann die Systematik neben dem Ordnungsprinzip auch dem Anspruch genügen, im Namen relative Verwandtschaft auszudrücken.

Die algerische Zornnatter zeigt deutliche Entwicklungen in Richtung eines vollständigen Ziliarringes (Abb. 3). Die gemeinsamen Merkmale von *algirus* und *hippocrepis* (Kopfbeschuppung, Schuppenreduktion, Hemipenis) sprechen für eine nahe Verwandtschaft der beiden. Sie unterscheiden sich von anderen Gruppen innerhalb *Coluber* (s. l.) durch synapomorphe Merkmalszustände (hintere Subocularia, paravertebrale Schuppenreduktion). Welch (1983) bleibt die Antwort nach der Stellung weiterer Zornnattern mit vollständigem Ziliarring (bspw. *C. scorteccii* Lanza, *C. insulanus* Mertens) schuldig. Problematisch sind v. a. die verwandtschaftlichen Beziehungen schlecht bekannter Arten (bspw. *C. brevis*, *C. dorri*, *C. elegantissimus*, *C. gracilis*, *C. somalicus*). Ein besseres Verständnis der phylogenetischen Bedeutung der einzelnen Merkmale ist notwendig, um Gruppen mit eigenem Gattungsstatus sinnvoll zu definieren und die Evolution dieser Schlangengruppe zu rekonstruieren.

Die Gattung *Spalerosophis*

Die Arten der Gattung *Spalerosophis* Jan zeichnen sich durch eine für Colubriden extreme Fragmentierung der Kopfschuppen und eine merkliche Zunahme der Dorsalia (25—45) aus. Die einzelnen Arten zeigen unterschiedliche Muster der persistierenden dorsalen Kopfschilder (Marx 1959, Lanza 1964). Konstante Unterschiede zu *C. hippocrepis* finden sich nur in der Auflösung und dem Einbeziehen der Prae- und Postocularia in den Ziliarring und in der Fragmentierung von Prefrontale, Loreale und Temporalia. Ansätze zu einer Auflösung der Preocularia in mehrere Schuppen finden sich sowohl bei *C. hippocrepis* wie auch *C. algirus* (häufig unvollständige Suturen, vgl. Abb. 3). Die Diademnatter (*S. diadema* Schlegel) zeichnet sich durch paravertebrale Reduktionen aus; die meisten Exemplare weisen zudem eine Verschmelzung ventrolateraler Schuppenreihen auf. Die überzeugendsten Argumente für eine nahe Verwandtschaft von *C. hippocrepis* mit Formen der Gattung *Spalerosophis* liefern die übereinstimmende Ausprägung gewisser osteologischer und genitalmorphologischer Merkmale (Schätti 1986) und große biochemische Ähnlichkeiten (Schätti in Vorber.). Die graduellen Unterschiede zwischen den hier besprochenen Formen (transformation series) und Synapomorphien paläarktischer Zornnattern mit *S. diadema* verlangen eine Neubewertung der gesamten Gruppe.

In Anspielung auf den vollständigen Ziliarring beschrieb Wagler (1830) für *C. hippocrepis* und *S. diadema* die Gattung *Periops* (objektives Synonym von *Hemorrhois* Boie). Jan (1863) rechnet hierzu ferner *C. algirus* und *C. nummifer* (vgl. auch Werner 1917, p. 208). Einem Vorschlag von Schmidt (1939) folgend, entfernt Mertens (1956) diese Gattung aus der unmittelbaren Verwandtschaft

mit *Coluber* und stellt sie in die Nähe von *Elaphe*. Dabei übersieht er, daß der amerikanische Autor diesen Namen für *C. nummifer* und *C. ravergieri* gebraucht (und nicht im Sinne von *Elaphe* Fitz.). Diese beiden Arten stimmen mit den hier besprochenen Formen in Merkmalen der Kopfbeschuppung, Schuppenreduktion und dem Hemipenis überein (Schätti & Agasian 1985).

Die monotypische südwestafrikanische Gattung *Pythonodipsas* Günther zeigt Ähnlichkeiten mit *Spalerosophis* (Marx et al. 1982). Eine unmittelbare Verwandtschaft der beiden Gattungen läßt sich an Hand der berücksichtigten Merkmale nicht belegen. Drei der vier abgeleiteten Merkmalszustände der Kopfbeschuppung (Fragmentierung der dorsalen Schilder und Temporalia, vollständiger Ziliarring) sind innerhalb der Colubriden nicht selten (Marx & Rabb 1972). Sie sind untereinander und mit weiteren abgeleiteten Zuständen korreliert und bilden einen funktionellen Komplex. Weitere angebliche Übereinstimmungen der beiden Gattungen sind entweder falsch (Größenverhältnis der Maxillarzähne) oder erlauben keine Unterscheidung von *Spalerosophis* und *Coluber* (s. l.) (Gelenkung von Palatinum und Pterygoid, Kielung der Dorsalia).

Danksagung. Für die Ausleihe von Untersuchungsmaterial danke ich W. Böhme (Bonn), U. Gruber (München), Ronald W. Heyer (Washington), K. Klemmer (Frankfurt/M.), H.-W. Koepcke (Hamburg), E. Kramer (Basel), V. Mahnert (Genf), C. McCarthy (London), J. P. Rosado (Cambridge) und Richard G. Zweifel (New York). Ferner gebührt mein Dank G. Accard (Valentigney) und J. Garzoni (Lausanne) für die Beschaffung von Lebendmaterial sowie P. Beerli (Zürich) für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

Zusammenfassung

C. algirus (Jan) und *C. hippocrepis* L. sind zwei eigenständige Arten mit parapatrischen Arealen. Sie sind an Hand von zwei Merkmalen (Kontakt der Oberlippenschilder mit dem Auge, Anzahl Dorsalia in der Körpermitte) problemlos zu unterscheiden. Die Ergebnisse dieser Untersuchung belegen die intraspezifische Variation vieler morphologischer Merkmale (Beschuppung, Zeichnung, Bezahnung). *C. algirus villiersi* Bons ist ein Synonym von *C. algirus intermedius* Werner. Die Unterscheidung zweier Subspezies der algerischen Zornnatter (*algirus* und *intermedius*) ist nicht zwingend, da zuverlässige Unterscheidungsmerkmale fehlen. Bei *C. hippocrepis* ist keine Rassenbildung zu beobachten.

Synapomorphien (hintere Subocularschilder, paravertebrale Schuppenreduktion, Hemipenis) sprechen für eine nahe Verwandtschaft von *C. algirus* und *C. hippocrepis* mit weiteren Vertretern paläarktischer Zornnattern (bspw. *C. nummifer* Reuss). *C. florulentus* Geoffroy Saint-Hilaire unterscheidet sich von diesen Arten durch das Fehlen hinterer Subocularschilder. Gegenüber den rein eurasiatischen Gruppen von *Coluber* (s. l.) bestehen grundsätzliche Unterschiede in den genannten Merkmalen. Zur Gattung *Spalerosophis* Jan bestehen nur graduelle Unterschiede (Weiterentwicklungen) in der Kopfbeschuppung. Die von Welch (1983) vorgeschlagene Revalidierung von *Hemorrhois* Boie als monotypische Gattung verfälscht die tatsächlichen Verwandtschaftverhältnisse innerhalb der paläarktischen Zornnattern.

Summary

C. algirus (Jan) and *C. hippocrepis* L. represent two distinct species with parapatric ranges. They are easily discernible on the basis of two characters (contact of supralabials with eye, number of midbody scale rows). The results of the present study demonstrate the intraspecific variation of many morphological characters (scutellation, colour pattern, dentition). *C. algirus villiersi* Bons is a synonym of *C. a. intermedius* Werner. The distinction of two subspecies of the Algerian whip snake (*algirus* and *intermedius*) is not conclusive because reliable characters are lacking. No geographical races can be found in *C. hippocrepis*.

Synapomorphic character states (posterior suboculars, paravertebral scale row reductions) argue a close relationship of *C. algirus* and *C. hippocrepis* with other Palearctic racers (e. g. *C. nummifer* Reuss). *C. florulentus* Geoffroy Saint Hilaire differs from these species in the absence of posterior suboculars. In comparison with further Eurasiatic representatives of the genus *Coluber* (s. l.) all these species exhibit basic differences in the characters considered here. The genus *Spalerosophis* Jan differs only in further development of head scutellation. The revalidation of *Hemorrhois* Boie as a monotypic genus proposed by Welch (1983) obscures the actual relationship within the Palearctic racers.

Literatur

Anderson, J. (1892): On a small collection of mammals, reptiles, and batrachians from Barbary. — Proc. zool. Soc. London 1892: 3—24.

Bogert, C.M. & J.A. Oliver (1945): A preliminary analysis of the herpetofauna of Sonora. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 83 (6): 297—426.

Bons, J. (1962): Notes sur trois couleuvres africaines: *Coluber algirus*, *Coluber florulentus* et *C. hippocrepis*. Description de *Coluber algirus villiersi* subsp. nov. — Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc 42: 61—86.

— (1973): Herpétologie marocaine, II. Origines, évolution et particularités du peuplement herpétologique du Maroc. — Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc 53 (1/2): 63—110.

Boulenger, G.A. (1891): Catalogue of the reptiles and batrachians of Barbary (Morocco, Algeria, Tunisia), based chiefly on the notes and collection made in 1880—1894 by M. Fernand Lataste. — Trans. zool. Soc. London 13: 93—164.

— (1893): Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History). Vol. 1. — London.

— (1913): The snakes of Europe. — London.

— (1919): A list of the snakes of North Africa. — Proc. zool. Soc. London 1919 (2): 299—307.

Bruno, S. & H. Hotz (1976): *Coluber hippocrepis* auf der Insel Sardinien. — Salamandra 12 (2): 69—86.

Calabresi, E. (1923): Missione zoologica del Dr. E. Festa in Cirenaica. Anfibi e Rettili. — Boll. Mus. Zool. Anat. comp. r. Univ. Torino (n.s.) 38 (7): 1—27.

Černov, S.A. (1959): Fauna Tadžiksoj SSR, XVIII. Presmykajuščjesja. — Dušanbe.

Chabanaud, P. (1924): Reptiles recueillis par M. Th. Monod en Mauretanie et aux îles du Cap-Vert. — Bull. Mus. natn. Hist. nat. 1924: 54—56.

Doumergue, F. (1901): Essai sur la faune erpétologique de l'Oranie. — Oran (Bull. Soc. Géogr. Archéol. Oran XIX—XXI).

Dowling, H.G. (1951): A proposed method of expressing scale reductions in snakes. — Copeia 1951 (2): 131—134.

Duméril, A.M.C., G. Bibron, & A.H.A. Duméril (1854): Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des reptiles. Vol. 7 (1). — Paris.

Gervais, P. (1857): Sur quelques ophidiens de l'Algérie. — Mém. Sci. Acad. Sci. Lettr. Montpellier 3: 511—512.
Inger, R.F. & P.J. Clark (1943): Partition of the genus *Coluber.* — Copeia 1943 (3): 141—145.
Jan, G. (1863): Elenco sistematico degli ofidi descritti e disegnati per l'iconografia generale. — Milano.
Kramer, E. & H. Schnurrenberger (1958): Zur Schlangenfauna von Libyen. — DATZ 11 (2): 56—59.
— (1959): Zur Systematik libyscher Schlangen. — Mitt. naturf. Ges. Bern (N.F.) 17: 1—17.
— (1963): Systematik, Verbreitung und Ökologie der libyschen Schlangen. — Rev. Suisse zool. 70 (27): 453—568.
Lanza, B. (1964): Il genere *Sphalerosophis* e descrizione di una nuova specie. — Monit. zool. ital. 72 (1-2): 47—64.
Martens, E. von (1883): Landschnecken und Reptilien aus der Cyrenaika. — Sb. Ges. naturf. Fr. Berlin 1883 (9): 147—150.
Marx, H. (1959): Review of the colubrid snake genus *Spalerosophis.* — Field. Zool. 39 (30): 347—361.
— & G.B. Rabb (1972): Phyletic analysis of fifty characters of advanced snakes. — Field. Zool. 63 (1153): 1—321.
— , G.B. Rabb, & S.J. Arnold (1982): *Pythonodipsas* and *Spalerosophis*, colubrid snake genera convergent to the vipers. — Copeia 1982 (3): 553—561.
Mertens, R. (1956): Über *Coluber choumowitchi* und seine Deutung. — Senck. biol. 37 (3/4): 225—227.
Pasteur, G. & J. Bons (1960): Catalogue des reptiles actuels du Maroc. Révision de formes d'Afrique, d'Europe et d'Asie. — Trav. Inst. Chérif. (Sér. zool.) 21: 1—132.
Peters, W. (1881): Ueber die von Hrn. Gerhard Rohlfs und Dr. A. Stecker auf der Reise nach der Oase Kufra gesammelten Amphibien. — Monatsb. k. Akad. Wiss. Berlin 1880: 305—309.
Pozuelo, M. (1974): Biogeografía en la evolución de un grupo de formas de *Coluber* en el Paleártico occidental. — Doñana, Acta Vert. 1: 29—49.
Salvador, A. (1984): Guia de campo de los anfibios y reptiles de la Peninsula Iberica, Islas Baleares y Canarias. — Madrid.
Schätti, B. (1986): Morphological evidence for a partition of the snake genus *Coluber.* — Proc. 3rd. Gen. Meet. SEH, Prague (1985).
— & A. Agasian (1985): Ein neues Konzept für den *Coluber ravergieri — C. nummifer* — Komplex. — Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresd. 40 (9): 109—123.
— & L.D. Wilson (1986): *Coluber.* — Cat. Amer. Amph. Rept. 399: 1—4.
Schmidt, K.P. (1939): Reptiles and amphibians from SW Asia. — Field. Zool. 24 (7): 49—92.
Sochurek, E. (1956): Einiges über die Schlangenfauna West-Algeriens. — Aqu. Terr. (Leipzig), 3 (3): 85—89.
Strauch, A. (1862): Essai d'une Erpétologie d'Algérie. — Mém. Acad. Imp. Sci. St.-Pétersb. (7) IV (7): 1—85.
Villiers, A. (1950): Contribution à l'étude du peuplement de la Mauritanie. Ophidiens. — Bull. Inst. franç. Afr. noire XII (4): 984—998.
Wagler, J. (1830): Natürliches System der Amphibien, mit vorangehender Classification der Säugethiere und Vögel. — München, Stuttgart und Tübingen.
Welch, K.R.G. (1982): Herpetology of Africa: a checklist and bibliography of the orders Amphisbaenida, Sauria and Serpentes. — Malabar.
— (1983): A comment on the generic allocation of the Old World species of the genus *Coluber.* — Lit. Serp. 3 (4): 104—110.
Werner, F. (1894): Zweiter Beitrag zur Herpetologie von Ost-Algerien. — Verh. k.k. zool.-bot. Ges. Wien 44 (1894): 75—87.

— (1909): Reptilien, Batrachier und Fische von Tripolis und Barka. — Zool. Jb. Syst. 27 (6): 595—646.

— (1917): Reptilien aus Persien (Provinz Fars). — Verh. zool.-bot. Ges. Wien 67: 191—220.

— (1929): Wissenschaftliche Ergebnisse einer zoologischen Forschungsreise nach Westalgerien und Marokko. — Sitzb. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. (1) 138 (1/2): 1—34.

Witte, G.-F. de (1930): Mission saharienne Augiéras-Draper, 1927—1928. Reptiles et batraciens. — Bull. Mus. natn. Hist. nat. (2) II (6): 614—618.

Zavattari, E. (1922): Vertebrati di Cirenaica raccolti dal Generale medico Prof. Francesco Testi. — Atti Soc. nat. Mat. Modena (VI) I-II: 13—22.

Beat Schätti, Zoologisches Museum der Universität, CH-8057 Zürich.